

# La dissémination endozoochore dans les pâturages méditerranéens et la transhumance

**Francisco SUÁREZ, Juan E. MALO**

Département Inter-universitaire d'Ecologie, Faculté des Sciences,  
Université Autonome, 28049 Madrid, Espagne

## Pourquoi la dissémination est-elle essentielle au maintien des pâturages méditerranéens semi-arides ?

**L**A DISSÉMINATION ET L'IMPLANTATION sont deux processus essentiels pour la survie des plantes (Van der Pijl, 1982 ; Howe et Smallwood, 1982). Ces deux processus ont une grande importance dans les pâturages méditerranéens du fait de leur végétation dominée par les espèces herbacées annuelles ; la régénération de la végétation s'effectue ainsi grâce aux banques de semences constituées par la dissémination d'organes de propagation produits dans l'année (banque temporaire) ou les années antérieures (banque permanente) (Thompson, 1992). Ces banques sont le siège de processus complexes aussi bien en leur sein même que pour les entrées et les sorties. On peut considérer la banque de

semences dans son ensemble comme la base sur laquelle s'appuie la régénération annuelle des pâturages, et aussi comme un réservoir d'informations. Dans les pâturages méditerranéens, la proportion d'espèces participant à une banque permanente est élevée (Baker, 1974 ; Espigares et Peco, 1993), ce qui est en relation avec une abondance de perturbations du milieu et avec l'irrégularité climatique (Kemp, 1989 ; Parker et Kelly, 1989 ; Roy et Sonié, 1992).

La dissémination et la colonisation sont deux processus intimement liés, à propos desquels les espèces présentent de nombreuses adaptations fonctionnelles (Ridley, 1930 ; Van der Pijl, 1982) et dans lesquels interviennent un grand nombre de facteurs du milieu (Pugnaire et Lozano, 1997) et d'interactions interspécifiques (Aguilar et al., 1992). Bien que ces adaptations et ces facteurs aient été étudiés à diverses reprises en territoire méditerranéen (Keeley, 1991 ; Herrera, 1992 ;

Arone et Wilcock, 1994), les connaissances actuelles ne permettent pas d'établir avec précision un modèle quantitatif de leur importance.

Un déterminant notoire dans le processus de dissémination est la distance séparant la plante mère du lieu où les semences atteignent le sol. L'importance de ce facteur est associée à l'aptitude des espèces à atteindre et coloniser de nouveaux territoires, et coloniser les « vides » (« gaps ») provoqués par les perturbations. La distance de dissémination dépend en grande partie des adaptations dont sont dotées les graines ou les fruits des espèces. Dans les pâturages méditerranéens, la proportion d'espèces adaptées à la dissémination à longue distance par le vent (anémochore) est faible (Gutián et Sánchez, 1992) et la fréquence des espèces à mécanisme clair de dissémination exozoochore (externe à l'animal) n'atteint pas des valeurs élevées (Willson et al., 1990), bien que le nombre de plantes disséminées par ce mécanisme soit vraisemblablement grand (Traba et al., 2001). Cependant, il existe un nombre important d'espèces ne possédant pas d'adaptations fonctionnelles à la dissémination à longue distance et dont une certaine proportion est disséminée par voie endozoochore, par les herbivores (Malo et Suárez, 1995 et 1997). Les graines de ces espèces, en l'absence de dissémination endozoochore, sont supposées n'atteindre qu'un périmètre très proche de la plante mère, étant donné que la distance de dissémination primaire dépend fondamentalement de la hauteur des graines et des fruits au-dessus du sol, ainsi que de leur poids. Cette hauteur est très faible dans les pâturages méditerranéens, presque toujours inférieure à 50 cm, et le plus souvent comprise entre 2 et 15 cm. L'importance que peut

atteindre la dissémination secondaire (par exemple l'entraînement par les eaux de pluie ou par des animaux comme les fourmis) dans les déplacements des semences ayant atteint le sol, est inconnue en Méditerranée, bien que certains indices suggèrent qu'elle puisse être importante dans certaines situations. En conséquence de tout ceci, ces mécanismes qui permettent la dissémination des semences à plus ou moins longue distance, peuvent faciliter la colonisation de nouvelles zones et/ou maintenir des populations périphériques, augmentant ainsi la richesse spécifique à échelle spatiale moyenne ou grande (Janzen, 1984 ; Primack et Miao, 1992).

La réussite des graines disséminées dépend de leur capacité à germer dans les lieux qu'elles ont atteints, mais les semences de certaines espèces peuvent s'incorporer à la banque de semences pour un temps plus ou moins long : leur capacité de reproduction se déterminera en fonction de l'implantation des plantules et selon qu'elles produiront ou non de nouveaux organes de propagation. Dans les pâturages méditerranéens, les bouleversements du milieu jouent un rôle important en ce qui concerne l'implantation des nouvelles plantules, puisqu'ils créent des espaces où l'abondance du pool de semences aptes à germer et des plantes pérennes est d'ordinaire réduite, diminuant ainsi la concurrence interspécifique. Les animaux, domestiques ou sauvages, sont les principales causes de perturbation du milieu dans ce type de pâturage, tant par le piétinement que par le dépôt de leurs excréments. Dans certains cas, une part substantielle de la superficie totale de la pâture peut être concernée (Putman et al., 1991 ; Coughenour, 1991 ; Kie et Boroski,

1996), tout particulièrement quand il s'agit d'élevages bovins, avec de fortes charges.

La transhumance implique des déplacements d'animaux à longue distance ; cette forme traditionnelle d'élevage concerne différentes espèces domestiques (FEPMA, 1996). L'objectif principal de cette étude est d'analyser l'importance que peut avoir la transhumance dans la dissémination endozoochore et comment elle affecte l'implantation des semences des pâturages méditerranéens.

## Nombres d'espèces et de semences concernées

### Les espèces et les familles

L'importance de la dissémination endozoochore, en comparaison avec les autres mécanismes de dispersion, peut s'évaluer tout d'abord en analysant le nombre d'espèces et de semences disséminées. Les données existantes sur les pâturages méditerranéens ou sur les terrains cultivés extensivement en céréales et pâturés, sont relativement rares, quoiqu'illustratives. Dans deux localités où nous avons comparé les différents mécanismes de dissémination, on s'aperçoit que le pourcentage d'espèces sans adaptation dispersive notable est très important, aussi bien dans les prairies où pâturent différentes espèces d'herbivores (cerfs, *Cervus elaphus*, daims, *Dama dama*, vaches et lapins, *Oryctolagus cuniculus*), que dans les cultures céréalières en sec, pâturées exclusivement par des brebis (respectivement 67 % et 77 %, selon Malo et Suárez, 1997 ; Suárez, Seoane et Hervás, données inédites ; les deux

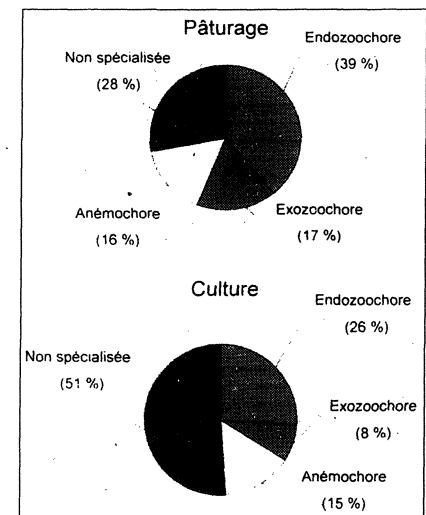


Figure 1  
Pourcentage d'espèces, selon leur forme d'adaptation à la dissémination, dans un pâturage et dans des cultures en sec du centre de l'Espagne (sont classées endozoochores les espèces rencontrées dans les excréments du bétail et ne présentant pas d'adaptation spécialisée).  
Sources : Malo et Suárez (1997) pour la pâture et Suárez, Seoane et Hervás (inédites) pour les cultures.

se référant à deux localités de la province de Madrid, au centre de l'Espagne) (fig. 1). Les espèces adaptées à la dissémination anémochore (présence d'aigrettes ou de structures similaires) sont en proportions voisines dans les deux milieux (respectivement 16 % et 15 %) et celles disposant d'adaptations à la dissémination exozoochore (crochets, épines ou piquants) sont moins nombreuses sur les sols cultivés (respectivement 17 % et 8 %) ; globalement, la proportion d'espèces regroupant les deux mécanismes de

dissémination spécialisée (33 % dans les pâtures et 23 % dans les cultures extensives) est inférieure à celle de l'ensemble des autres espèces n'ayant aucune adaptation à la dispersion (28 % et 51 %) (fig. 1). Le pourcentage d'espèces qui ne présentent pas des caractéristiques particulières d'adaptation et qui ont été trouvées dans les excréments est remarquable, 58 % et 34 % dans ces deux localités, ce qui représente un pourcentage d'espèces de 39 % et de 26 % par rapport au total des espèces présentes dans le milieu (fig. 1). Même si les données ne sont pas comparables d'une localité à l'autre, car le nombre d'espèces capables de germer trouvées dans les excréments dépend du nombre et du volume des excréments observés, c'est une proportion élevée, du même ordre de grandeur que celle des autres mécanismes de dispersion spécialisée. Ceci démontre l'existence d'un éventail assez large d'espèces disséminées par endozoochorie.

Ce fait est confirmé par la relation qui existe entre le nombre d'espèces endozoochores disséminées par les moutons, et la liste floristique des zones pâturées (tableau 1). Les données concernent le printemps et le début de l'été dans 4

situations de milieux ouverts du centre de l'Espagne (Cobeña et Alcobendas, dans la province de Madrid ; respectivement Suárez, Seoane et Hervás, données inédites ; Malo, 1994), d'Extremadura (La Serena, prov. Badajoz ; Malo, 1994) et de Castilla et León (Layna, prov. Soria ; Malo, 1994). Ces milieux alternent des cultures céréalières en sec, des pâturages, et des jachères plus ou moins longues, le tout pâturé par des ovins. Le nombre d'espèces disséminées dépend du nombre d'échantillons d'excréments mis en situation de germination, nombre relativement faible dans trois des sites et très supérieur dans le cas de Cobeña (tableau 1). En conséquence, la richesse spécifique et les pourcentages des espèces endozoochores, définies comme les espèces aptes à germer trouvées dans les excréments, sont peu nombreuses sur ces trois sites (entre 12 et 17 espèces, soit de 9 % à 15 %), alors que les valeurs correspondantes sont élevées dans la localité où a été analysé un plus grand nombre d'échantillons (Cobeña, 47 espèces endozoochores et 54 %). Par le nombre d'échantillons analysés, cette dernière localité est probablement la plus représentative de l'ensemble des localités étudiées. Les données que nous y

Tableau 1. Nombre d'espèces disséminées par les ovins dans 4 localités en relation avec la richesse spécifique de la flore du lieu et le nombre d'échantillons d'excréments analysés. Sources : Malo (1994) et Suárez, Seoane et Hervás (données inédites).

	La Serena (Extremadura)	Alcobendas (Madrid)	Layna (Soria)	Cobeña (Madrid)
Nombre d'espèces dans les échantillons de la flore.	110	112	131	87
Nombre d'espèces endozoochores.	17	14	12	47
Pourcentage d'espèces endozoochores.	15,5	12,5	9,2	54,0
Nombre d'échantillons d'excrément de 3 g (MS) analysés	15	15	15	74

avons recueillies, associées à d'autres, obtenues sur divers herbivores avec des conditions d'échantillonnage plus intensives sur pâturages méditerranéens ibériques (Malo et Suárez, 1995a ; Malo et al., 1995), suggèrent, qualitativement au moins, un grand nombre d'espèces concernées, et une contribution de la dispersion endozoochore à la dissémination à longue distance d'un nombre important d'espèces des pâtures et cultures extensives méditerranéennes. Comme dans le cas précédent, ces chiffres sont seulement indicatifs, puisqu'ils dépendent du nombre d'échantillons d'excréments tout comme de la précision et de l'étendue du territoire couvert par l'inventaire de la flore du lieu.

Les espèces présentes dans les excréments appartiennent à des familles taxonomiques très diverses (fig. 2). Dans les quatre localités citées précédemment, la famille la plus importante se révèle être celle des légumineuses (Fabaceae), qui atteint des valeurs comprises entre 30 et 50 % du total des espèces. Les graminées (Poaceae), bien qu'en proportion moindre, ressortent aussi, de même que les caryophyllacées (Caryophyllaceae) dans certaines localités. L'importance des légumineuses ne se limite pas à leur proportion relativement au total des espèces puisqu'il a même été constaté, sur plusieurs sites, une importance relative dans les excréments supérieure à celle observée dans la flore du lieu (Russi et al., 1992 ; Gardener, 1993 ; Gardener et al., 1993 ; Malo et Suárez, 1995a et 1996a ; Suárez, Seoane et Hervás, données inédites).

### Le nombre de semences

Les nombres de semences viables transportées sont, eux aussi, variables, mais les valeurs n'en

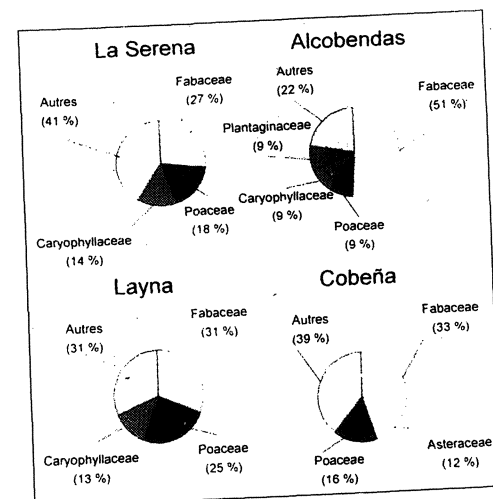


Figure 2. Pourcentages, selon les familles taxonomiques, des espèces disséminées par endozoochorie par des ovins dans 4 localités de pâturages et de cultures extensives. Sources : Malo (1994) et Suárez, Seoane et Hervás (données inédites).

sont pas pour autant seulement anecdotiques (fig. 3). Dans les 4 sites précédents, le nombre de semences germées dans des excréments de brebis variait en moyenne entre 16 et 46 graines germées pour 3 g de matière sèche d'excrément, mais pouvait atteindre des valeurs bien plus élevées dans certains excréments (Malo, 1994). Comme nous l'avons fait remarquer antérieurement dans d'autres articles (Malo et al., 2000), ces chiffres sont faibles si on les compare aux banques de semences de ce type de milieu, aux échelles moyenne ou grande. Cependant, à petite échelle, sur des zones de dépôt d'excréments riches en semences, ou sur celles recueillant une

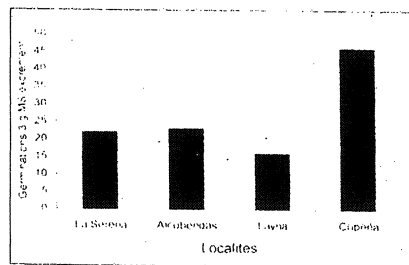


Figure 3

Nombre moyen de semences aptes à germer dans 3 m² d'excrément sec dans 4 localisations de pâturages et de cultures extensives.

Sources : Malo (1994) et Suárez, Seoane et Hervás (inédites).

accumulation d'excréments pour des raisons diverses (par exemple, dans des parcs), la contribution à la banque peut être notable (Malo et Suárez, 1996b ; Malo et al., 2000).

En résumé, les données disponibles sur les pâturages et les cultures extensives de céréales en zones sèches méditerranéennes révèlent un nombre important d'espèces dispersées par voie endozoochore, comparable à celui des autres types de dissémination plus spécialisée. Ceci ne signifie pas qu'on ait là l'unique, ni même le principal type de dispersion pour les espèces endozoochores, mais il s'agit très probablement pour ces mêmes plantes d'un mécanisme à longue distance, complémentaire de la simple chute de graines et fruits. De plus, le nombre total de semences amenées au sol de par ce mécanisme est loin d'être négligeable, même s'il est faible en comparaison de la banque de semences. Cependant, à échelle spatiale réduite, ce mécanisme de dissémination peut prendre une grande importance quantitative.

## Les pertes dans le tractus digestif de l'animal et les facteurs de germination

Indépendamment du nombre d'espèces et de semences aptes à germer, les herbivores peuvent être plus ou moins efficaces dans ce processus de dissémination. Cette efficacité dépendra principalement du pourcentage des pertes par écrasement et abrasion mécanique lors du processus de mastication et par abrasion chimique lors du processus de digestion. Ces deux processus peuvent avoir pour conséquence, à la fois un taux de germination des semences excrétées plus faible par rapport à celles qui n'ont pas été digérées et/ou une germination affectée par la qualité du substrat sur lequel elles ont été déposées.

Les résultats obtenus par les différents auteurs sur les pertes de semences pendant les processus de mastication et de digestion chez des herbivores domestiques (vaches et moutons) sont très variables (fig. 4). Dans les différentes expériences, les races ayant servi à l'étude de ces processus sont généralement variables de même que le reste de leur régime alimentaire et les espèces des semences étudiées ; malgré tout, on observe dans 47 % des cas un pourcentage réduit de perte, compris entre 0 et 20 % des semences ingérées. Il existe toutefois d'autres études qui concluent à l'existence de pertes importantes : 40 à 80 % de pertes dans une proportion similaire d'études. Les résultats sur l'efficacité du processus ne paraissent donc pas concluants mais démontrent une grande efficacité dans de nombreux cas.

De plus, si l'on se réfère à leur taille généralement très petite (moins de 2 mm, Arquerros et

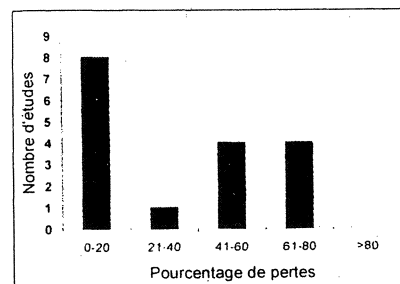


Figure 4

Nombre d'études sur les proportions de semences perdues sous l'effet de la mastication et de la digestion ; regroupement par classes de pourcentage de pertes.

Sources : Malo (données inédites).

al., 1999) ainsi que leur relative dureté et celle de leur cuticule, la majorité des semences des espèces des pâturages méditerranéens doit subir de faibles pertes par mastication et digestion, très certainement comprises entre 0 et 20 %. De fait, une étude réalisée avec des brebis sur une amarante (*Amaranthus albus* ; Suárez, Seoane et Hervás, données inédites), dont les graines sont relativement grosses en comparaison de celles des pâturages méditerranéens, montra des pertes entrant dans cette gamme, ce qui suggère que ce processus puisse être assez efficace dans ces écosystèmes.

L'efficacité du processus de dispersion endozoochore peut subir l'influence du changement induit par l'excrément sur les caractéristiques du sol par suite de la nitrification ainsi que les effets de ce changement sur la germination. Il a été prouvé que certaines espèces germent bien dans les excréments (par exemple, *Biserrula peleciniis* et *Cistus ladanifer*, un ciste glutineux ; Malo et

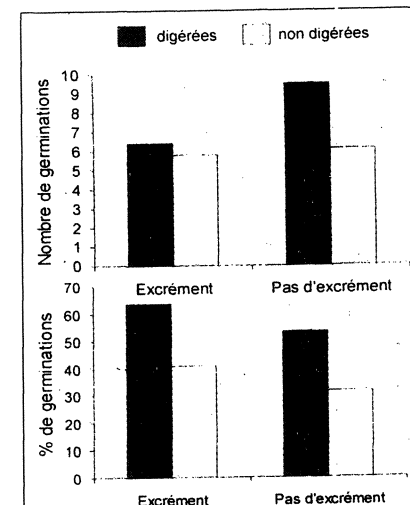


Figure 5

Nombre et pourcentage de germination au cours de la semaine suivant la première germination, lors d'une expérience réalisée sur des semences d'amarante (*Amaranthus albus*) digérées ou non par les brebis et mises à germer dans un substrat avec ou sans excrément ovine.

Sources : Malo (1994) et Suárez, Seoane et Hervás (inédites).

Suárez, 1995b et 1998). Dans le cas de l'amarante (*Amaranthus albus*), le phénomène dépend de la présence ou absence d'excréments au sol, et du passage, ou non, de la semence par le tractus digestif (fig. 5). Les semences qui sont passées dans le tractus digestif germent en plus grand nombre et avant celles qui n'y sont pas passées (mesure du pourcentage de germination dans la première semaine de culture). Bien qu'il semble exister une certaine tendance à une plus forte germination en présence d'excrément, du moins pour les graines passées par le tractus digestif, le

pourcentage qui germe plus tôt est plus important dans ce type de substrat.

Bien que ces données ne paraissent pas totalement concluantes, il en ressort deux aspects essentiels. En premier lieu, les pertes de semences sont dans de nombreux cas relativement faibles, ce qui permet de penser que le processus est assez efficace. En second lieu, la germination peut être affectée par la digestion et les changements qui se produisent dans le sol suite au dépôt de l'excrément, bien qu'il ne soit pas facile dans ce cas de déterminer quels sont les effets qui permettent le succès à long terme de la reproduction des individus.

### Les effets spatiaux de la dissémination

Le premier aspect relatif aux effets spatiaux de la dissémination est la distance que peuvent parcourir les semences ingérées, laquelle dépendra logiquement des déplacements de l'animal, mais également de la durée du séjour de la semence dans le tractus digestif. Les distances parcourues par le troupeau dépendent de sa conduite. Elles peuvent être quasiment nulles (dans le cas du bétail maintenu en étable où enfermé dans des petites parcelles) ou correspondre à l'exploration de différents habitats au cours d'une journée (pâturage dans des espaces ouverts). La durée du séjour dans le tractus est également variable, en fonction du régime alimentaire de l'herbivore. Toutefois, le profil d'excrétion des semences dans le temps semble être relativement constant. On observe un maximum très prononcé au bout de 2 à 4 jours, puis une

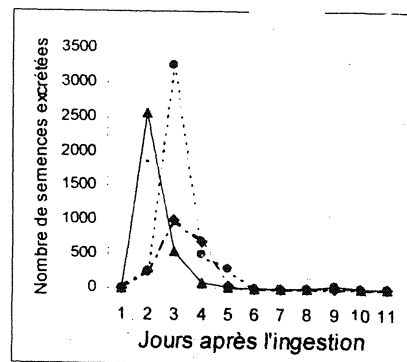


Figure 6  
Nombres de semences d'amarante (*Amaranthus albus*) excrétées quotidiennement par trois brebis dans les jours suivant l'ingestion.  
Sources : Suárez, Seoane et Hervás (inédites).

diminution d'abord brutale et ensuite régulière et continue, pouvant durer jusqu'au dixième ou quinzième jours. Dans le cas de brebis consommant de l'amarante (*Amaranthus albus*), le maximum est apparu au deuxième ou troisième jour, avec des différences selon les individus, et l'excrétion s'est prolongée jusqu'au dixième et onzième jours (fig. 6).

Le second aspect spatial est l'effet différentiel des divers herbivores dans la dissémination à l'échelle des habitats. Bien qu'en Méditerranée les données de cette nature, sur du bétail domestique, soient rares, les informations obtenues sur des herbivores sauvages et des vaches dans une zone de *dehesa* et de *matorral* du centre de l'Espagne peuvent être démonstratives (Malo et Suárez, 1995a, 2000) (la *dehesa* est un parcours sec

avec des arbres à grand écartement et le *matorral* un parcours embroussaillé dont garrigue et maquis sont des exemples - N.d.T.). Alors que les vaches et les daims déposent la plus grande partie de leurs semences « déféquées » dans les *dehesas* sous frêne (*Fraxinus angustifolia*) et sous chênes (*Quercus ilex*), les cerfs montrent, à l'égal des lapins, une distribution plus équilibrée entre les différents habitats (fig. 7). Bien que cela dépende en partie de l'abondance de chacune des espèces, il existe aussi entre les différents herbivores de grandes différences quant aux nombres de semences transportées, en relation avec le poids des animaux dans l'étude présentée. Dans cette étude, les flux endozoochores de semences entre habitats n'ont pas été mesurés en tant que tels, mais nous avons observé qu'habituellement les animaux se meuvent quotidiennement d'un habitat à l'autre et nous pouvons raisonnablement avancer qu'une certaine homogénéisation des semences ingérées se produit dans l'estomac de l'herbivore. Il en résulte de manière évidente qu'un transport de semences se produit entre les différents habitats, comme nous l'avons observé sur le terrain dans le cas de l'amarante (*Amaranthus albus*) avec des brebis et du ciste (*Cistus ladanifer*) avec les cerfs (Malo et Suárez, obs. pers.).

Le troisième aspect spatial est la colonisation des zones perturbées (vides, « gaps ») qui peuvent apparaître dans le pâturage. On peut en distinguer deux types : les excréments en tant que tels, ou les perturbations dues au comportement des animaux, laissant le sol nu, sans végétation. Les excréments peuvent être colonisés par les semences incluses dans la déjection elle-même, ou bien par les jeunes pousses des plantes recou-

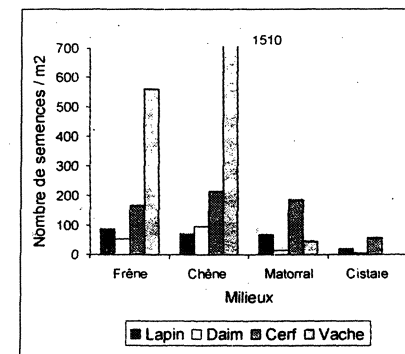


Figure 7  
Semences au mètre carré apportées annuellement par différents herbivores dans les divers milieux d'une dehesa du centre de l'Espagne.  
Sources : Malo et Suárez (1995a).

vertes par les excréments, et/ou par l'apport de semences étrangères. *Poa bulbosa* et *Biserrula pelecinus* en sont deux exemples, étudiés pendant 4 ans sur des bouses de vaches dans une *dehesa* de la région de Madrid (Malo et Suárez, 1995b et c, 1996b). *Poa bulbosa* est une espèce à reproduction végétative rarement dispersée par endozoochorie, qui colonise progressivement la bouse ; son recouvrement y évolue de manière comparable à celui observé dans le pâturage environnant, jusqu'à atteindre, après quatre ans, le même recouvrement dans les deux milieux (fig. 8). *Biserrula pelecinus*, espèce abondamment disséminée par les vaches, montre un comportement inverse. Son recouvrement sur l'excrément est inférieur en première année à celui observé sur le pâturage ; il en est le double en seconde et troisième années puis les deux recouvrements deviennent équivalents en quatrième

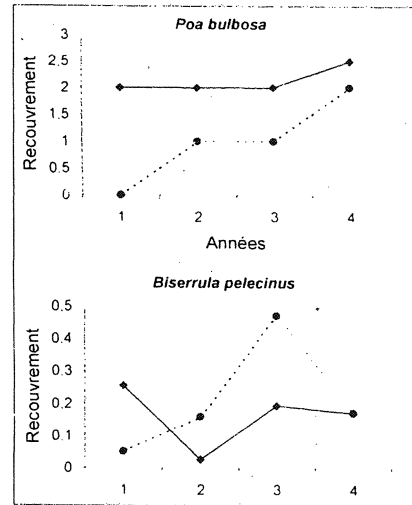


Figure 8

Evolution du recouvrement moyen de *Poa bulbosa* et *Biserrula pelecinus* dans les bouses et dans les pâtures environnantes, au cours des quatre ans suivant un dépôt d'excréments au printemps (noter la différence de comportement de ces deux espèces, dont les recouvrements dans la bouse et dans le pâturage deviennent équivalents la quatrième année).

Sources : Malo et Suarez (1995 b, c et 1996 b).

année. Il est possible que toutes les graines germées de cette espèce ne proviennent pas exclusivement des semences incluses dans les bouses, même si elles y sont très abondantes et y germent très bien. C'est pourquoi il est possible de considérer que l'effet dû à la bouse peut être double : source de semences et milieu approprié au développement de cette espèce.

Le second type de perturbation dû aux animaux a été étudié chez le lapin, dans des petits

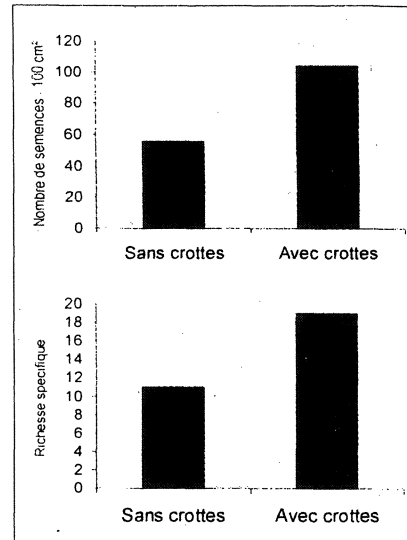


Figure 9

Densité moyenne de germination et richesse spécifique moyenne (carrés de 10 x 10 cm) lors d'une expérience dans laquelle la végétation et le sol d'une série de carrés de 40 x 40 cm ont été éliminés sur une épaisseur de 2 cm, et remplacés par de la terre stérile. Sur la moitié des carrés les excréments, qui provenaient uniquement de lapins, ont été retirés pendant toute la période de fructification des pâtures. Sources : Malo et al. (1995).

carrés de 40 cm x 40 cm où la végétation est éliminée. Sur un échantillon de ces parcelles, les excréments ont été enlevés, tandis que sur une autre échantillon, ils ont été laissés pour qu'ils puissent s'incorporer au sol (Malo et al., 1995). La comparaison des banques de semences aptes à germer sur les deux types de carrés a donné les résultats attendus : la richesse spécifique et le nombre de germinations ont été plus élevés dans

les carrés où les excréments avaient été laissés que dans ceux qui avaient été nettoyés (fig. 9). Cela montre l'importance de ce type de dissémination par colonisation dans les zones dénudées de végétation.

Ainsi, nous pouvons considérer que la dissémination endozoochore a des effets différents selon l'échelle spatiale. D'une part, il existe un flux de semences entre habitats qui peut provoquer une homogénéisation des pâturages à cette échelle ; d'autre part, dans les zones perturbées se produit un échange important en relation avec les végétations les plus proches, ce qui génère une diversification des pâturages à cette échelle plus réduite.

### La dissémination endozoochore et la transhumance

Pour évaluer la signification des relations entre la transhumance et la dissémination endozoochore, il faut considérer toute une série d'éléments, et tout d'abord les déplacements des troupeaux qui sont de grande amplitude. Bien que très variables selon les voies de transhumance (cañadas), ils peuvent atteindre 15 à 20 km par jour et durer jusqu'à 45 jours (par exemple, le parcours entre Andujar et la sierra de Albarracín et les Montes Universales, Rubio et al., 1993 b). En second lieu, différentes espèces d'herbivores transhumant, brebis, chèvres, vaches, chevaux, etc. Troisièmement, le moment du voyage correspond approximativement à la période où la fructification est maximum dans les pâtures de plaine, et à l'arrivée, les pâturages d'altitude sont également en fructification. À l'inverse, lors du



Image typique des pâturages de la péninsule Ibérique utilisés en hiver par des ovins. Photo prise à la fin de la saison hivernale, à La Serena (Badajoz).

retour vers le site d'hivernage, le pourcentage d'espèces en fructification est faible dans les pâturages d'altitude et minime dans ceux d'hivernage. Finalement, bien que les cañadas soient assez étendues, les pâturages compris dans leur emprise reçoivent un apport considérable d'excréments qui est fonction du nombre d'animaux impliqués et des dimensions de la cañada.

Bien qu'aucune étude spécifique sur la dissémination des semences par le bétail transhumant ne soit disponible (voir, cependant, ses possibles conséquences sur la distribution de *Halimium ocymoides* dans Baonza, 2000), les résultats précédents peuvent nous aider à interpréter l'importance possible de la dissémination endozoochore par la transhumance, et son influence sur l'installation des semences. Tout d'abord, il apparaît que les flux de semences d'espèces diverses peuvent être importants entre zones dis-

tinctes. D'autres éléments contribuent à cette interprétation : le grand nombre d'animaux impliqués, le pourcentage de pertes relativement réduit dans le processus digestif, la présence d'animaux de plusieurs espèces, la coïncidence de la période de fructification des pâtures avec le moment du passage et du pâturage des troupeaux. Les valeurs du nombre de semences sont difficiles à estimer avec précision, et sont vraisemblablement extrêmement variables. Cependant, à titre d'exercice pour fournir un ordre de grandeur, on peut considérer qu'une vache défèque environ 100 000 semences aptes à germer par jour pendant la période de fructification des pâturages (Malo et Suárez, 2000) et une brebis 4 200 semences par jour (250 g MS d'excréments/jour x 50 semences/3 g MS, Suárez, Seoane et Hervás, données inédites). Bien que les données des deux espèces soient probablement peu comparables entre elles, étant donné qu'elles ont été obtenues dans deux situations aux caractéristiques très différentes, si nous prenons comme exemple les effectifs de bétail transhumant de la Sierra de Gredos en 1990 (31 000 têtes de bovins et 21 000 têtes d'ovins et caprins regroupés), les nombres de semences dispersées sur cette cañada seraient de l'ordre de 4 000 millions de semences par jour (en supposant 3 100 millions de semences/jour pour les bovins et 88 millions pour les ovins-caprins). Un tel ordre de grandeur n'est pas à négliger et indique l'importance que peut revêtir ce type de dissémination.

Un second aspect est la distance de dissémination. Comme nous l'avons exposé, l'excrétion de la plus grande partie des semences se produit 2 à 4 jours après le moment de l'ingestion, même si après 10 jours il est encore possible de trouver



Détail d'un excrément de vache au printemps, montrant des germinations provenant de semences disséminées par endozoochorie. Colmenar Viejo (Madrid).

des semences dans les excréments. Si on considère que pendant la transhumance le bétail parcourt de 20 à 25 km par jour, l'excrétion maximale des semences ingérées se produira à des distances comprises entre 40 et 100 km de leur lieu d'origine et même quelques semences atteindront des distances de dissémination de 250 km. Si, comme il y paraît, ces données sont correctes, la capacité de dissémination sur de grandes distances par ce mécanisme serait importante.

Le troisième aspect concerne les perturbations générées par les excréments du bétail, et qui peuvent être colonisées par les semences présentes dans les déjections. Il serait hasardeux d'estimer des valeurs qui dépendent à la fois de la largeur de la cañada et du degré d'agrégation des troupeaux. Toutefois, l'importance quantitative du phénomène ne fait aucun doute, surtout s'il s'agit de troupeaux de bovins et que le nombre de têtes est élevé.

Finalement, sur les pâturages d'altitude, la dissémination endozoochore a l'effet suivant : par

ce mécanisme, ces herbages reçoivent un apport notable de semences de plantes annuelles à caractère plus méditerranéen, certaines étant bien adaptées pour germer et se développer dans les excréments. En ce sens, ce type de dissémination due au bétail transhumant peut contribuer à la diversité des prairies d'altitude : celles-ci peuvent être considérées comme des zones périphériques, avec un apport permanent de semences provenant de noyaux centraux constitués par les pâturages à caractère plus méditerranéen (voir un cas similaire mais transcontinental, dans Malo et Suárez, 1996a).

La transhumance d'aujourd'hui n'est qu'un pâle reflet des 2-3 millions de brebis qui transhumaient, semble-t-il, à l'apogée de la splendeur de la Mesta (Klein, 1981). Actuellement, la plupart des mouvements de bétail se réalise en camions, et les effectifs sont très réduits par rapport à ceux d'antan (FEPMA, 1996). Étant donné l'influence du temps de séjour des semences dans le tractus digestif de l'animal, ce transport en camions n'élimine pas totalement l'apport de semences des zones d'hivernage vers les zones d'estives, mais le réduit, en relation à la fois avec la durée du transport et avec les troupeaux impliqués. Le bétail ne s'y déplaçant plus, ce qui est réellement affecté c'est le transport de semences et les perturbations dues au troupeau le long de la cañada, les deux phénomènes étant en voie de disparition.

Les conséquences éventuelles de cette diminution et d'une possible disparition de la transhumance sur les caractéristiques et la composition des pâtures sont difficiles à prévoir, étant donné, comme nous l'avons exposé précédem-

ment, que les banques de semences des pâtures méditerranéennes sont en grande partie permanentes et se comportent comme un réservoir d'information qui confère une grande résilience à ces écosystèmes. Toutefois, les nombres de semences impliquées dans le processus de dissémination endozoochore sont loin d'être anecdotiques, et sans aucun doute la disparition ou la considérable réduction de ce processus de dissémination sur grandes distances produira des effets à long terme. La survie de ce système d'élevage du bétail, outre son importance relativement à ce qui touche à la culture ou à l'exploitation rationnelle des ressources saisonnières, peut influencer fortement le maintien de la richesse et de la diversité des pâtures des cañadas et des estives.

## Remerciements

Une partie des résultats présentés dans cette étude a été financée dans le cadre des projets « *La diseminación y colonización de malas hierbas en los cultivos de cereal en secano : análisis de la importancia de la dispersión endozoócora por el ganado* » (La dissémination et la colonisation des mauvaises herbes dans les cultures de céréales : analyse de l'importance de la dissémination endozoochore par le bétail) (CICYT AGF97-0304) et « *Procesos implicados en el abandono de pastizales y sus consecuencias para la diversidad : mecanismos relacionados con la invasión del matorral y la disponibilidad de semillas* » (Processus impliqués dans l'abandon de pâtures et conséquences sur la diversité : mécanismes en

relation avec l'invasion du matorral et la disponibilité des semences) (I+D AMB99-0382), du Ministère de l'Éducation et des Sciences. Nous remercions Monsieur Gilbert Molénat tout autant pour ses travaux de révision que pour ses suggestions.

## Bibliographie

- AGUIAR M.R., SORIANO A., SALA O. E., 1992. Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonian steppe. *Functional Ecology* 6 : 66-70.
- ARONNE G., WILCOCK C.C., 1994. Reproductive characteristics and breeding system of shrubs of the Mediterranean region. *Functional Ecology* 8 : 69-76.
- ARQUEROS L., SÁNCHEZ A.M., AZCÁRATH J.M., ZALAINI M., PICO B., 1999. Variability in seed morphology and weight in Mediterranean grasslands of central Spain. *EUROCO'99, VII European Ecological Congress*.
- BAKER H.G., 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5 : 1-24.
- BAONZA J., 2000. Poblaciones de *Halymium ocyroides* disjuntas de su principal área de distribución madrileña : un caso de zoocoria dirigida por las cañadas? *Ecología* 14 : 7-15.
- COUGHENOUR M.B., 1991. Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching, and native ungulate ecosystems. *Journal of Range Management* 44 : 530-542.
- ESPIGARRILS T., PECO B., 1993. Mediterranean pasture dynamics: the role of germination. *Journal of Vegetation Science* 4 : 189-194.
- FEPMA., 1996. *Documentación, Análisis y Diagnóstico del Estado de la Red Nacional de Vías Pecuarias*. Ediciones El Viso, Madrid, Espagne.
- GARDENER C.J., 1993. The colonization of a tropical grassland by *Stylosanthes* from seed transported in cattle faeces. *Australian Journal of Agricultural Research* 44 : 299-315.
- GARDENER, the late C.J., MC IVOR J.G., JANSEN A., 1993. Passage of legume and grass seeds through the digestive tract of cattle and their survival in faeces. *Journal of Applied Ecology* 30 : 63-74.
- GUTIÁN J., SÁNCHEZ J.M., 1992. Seed dispersal spectra of plant communities in the Iberian Peninsula. *Vegetatio* 98 : 157-164.
- HERRERA C.M., 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: Character syndromes in Mediterranean woody plants. *The American Naturalist* 140 : 421-446.
- HOWE H.F., SMALLWOOD J., 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13 : 201-228.
- JANZEN D., 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *The American Naturalist* 123 : 338-353.
- KEELEY J.E., 1991. Seed germination and life history syndromes in the California chaparral. *The Botanical Review* 57 : 81-116.
- KEMP P.R., 1989. Seed banks and vegetation processes in deserts. In: Leck M.A., Parker V.T., Simpson R.L. (eds.). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, USA. pp. : 257-281.
- KIE J.G., BOROSKI B.B., 1996. Cattle distribution, habitats, and diets in the Sierra Nevada of California. *Journal of Range Management* 49 : 482-488.
- KLEIN J., 1981. *La Mesta*. Alianza Universidad, Madrid, Espagne.
- MALO J.E., 1994. Dispersión endozoócora por el ganado ovino en áreas sometidas al abandono de las labores agrícolas tradicionales. En: S.E.E.P. (ed.) *Recursos pastables. Hacia una gestión de calidad*. Actas de la XXXIV Reunión Científica de la Sociedad Española para el estudio de los Pastos. S.E.E.P. Santander pp: 53-58.
- MALO J.E., SUÁREZ F., 1995a. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia* 104 : 246-255.
- MALO J.E., SUÁREZ F., 1995b. Cattle dung and the fate of *Biserrula pelecinus* L. (Leguminosae) in a Mediterranean pasture: seed dispersal, germination and recruitment. *Botanical Journal of the Linnean Society* 118 : 139-148.
- MALO J.E., SUÁREZ F., 1995c. Establishment of pasture species on cattle dung. The role of endozoochorous seeds. *Journal of Vegetation Science* 6 : 169-174.
- MALO J.E., SUÁREZ F., 1996a. New insights into pasture diversity: the consequences of seed dispersal in herbivore dung. *Biodiversity Letters* 3 : 58-65.
- MALO J.E., SUÁREZ F., 1996b. Las boñigas de vaca, el encespedado de *Poa bulbosa*, y la diversidad en un pastizal de dehesa. *Pastos* XXVI: 61-75.
- MALO J.E., SUÁREZ F., 1997. Dispersal mechanism and transcontinental naturalization pronicity among Mediterranean herbaceous species. *Journal of Biogeography* 24 : 391-394.
- MALO J.E., SUÁREZ F., 1998. The dispersal of a dry-fruited shrub by red deer in a Mediterranean ecosystem. *Ecography* 21 : 204-211.
- MALO J.E., JIMÉNEZ B., SUÁREZ F., 1995. Seed bank build-up in small disturbances in a Mediterranean pasture: the contribution of endozoochorous dispersal by rabbits. *Ecography* 18 : 73-82.
- MALO J.E., JIMÉNEZ B., SUÁREZ F., 2000. Herbivore dunging and endozoochorous seed deposition in a Mediterranean dehesa. *Journal of Range Management* 53 : 322-328.
- PARKER V.T., KELLY V.R., 1989. Seed banks in California chaparral and other Mediterranean climate shrublands. In: Leck M.A., Parker V.T., Simpson R.L. (eds.). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, USA. pp. : 231-255.
- PRIMACK R.B., MIAO S.L., 1992. Dispersal can limit local plant distribution. *Conservation Biology* 6 : 513-519.
- PUGNAIRE F.I., LOZANO J., 1997. Effects of soil disturbance, fire and litter accumulation on the establishment of *Cistus clusii* seedlings. *Plant Ecology* 131 : 207-213.
- PUTMAN R.J., FOWLER A.D., TOUT S., 1991. Patterns of use of ancient grassland by cattle and horses and effects on vegetational composition and structure. *Biological Conservation* 56 : 329-347.
- RIDLEY H.N., 1930. *The dispersal of plants throughout the world*. L. Reeve et Co., Ashford, U.K.



- ROY J., SONÉ L., 1992. Germination and population dynamics of *Cistus* species in relation to fire. *Journal of Applied Ecology* 29 : 647-655.
- RUBIO J.L., ALBERT M.J., MUÑOZ C., SAN JOSÉ S., 1993a. *Sierra Modena Oriental*. Cuadernos de la Trashumancia nº 7. ICONA, Madrid.
- RUBIO J.L., ALBERT M.J., MUÑOZ C., SAN JOSÉ S., 1993b. *Alcaraz, Cazorla y Segura*. Cuadernos de la Trashumancia nº 10. ICONA, Madrid.
- RUSSI L., COCKS P.S., ROBERTS E.H., 1992. The fate of legume seeds eaten by sheep from a Mediterranean grassland. *Journal of Applied Ecology* 29: 772-778.
- THOMPSON K., 1992. The functional ecology of seed banks. In: Fenner M. (ed.) *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford, U.K. pp. : 231-258.
- TRABA J., LEVASSOR C., PICO B., 2001. Dispersión de semillas por adhesión en pastizales mediterráneos. Una aproximación experimental. In: *Biodiversidad en pastos*. CIBIO, Alicante. pp. : 129-134.
- VAN DER PIJL L., 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. 3rd. Edition, Springer-Verlag, Berlin.
- WILLSON M.F., RICE B.L., WESTOBY M., 1990. Seed dispersal spectra: a comparison of temperate communities. *Journal of Vegetation Science* 1 : 547-562.